中国生态农业学报 2017 年 8 月 第 25 卷 第 8 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Aug. 2017, 25(8): 1181−1189

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.170177

李彩斌, 郭华春. 耐弱光基因型马铃薯在遮阴条件下的光合和荧光特性分析[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(8): 1181−1189
Li C B, Guo H C. Analysis of photosynthetic and fluorescence characteristics of low-light tolerant genotype potato under shade condition[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(8): 1181−1189

耐弱光基因型马铃薯在遮阴条件下的光合和荧光特性分析*

李彩斌, 郭华春**

(云南农业大学薯类作物研究所 昆明 650201)

摘 要: 为探寻遮阴对马铃薯光合和荧光特性及吸收光能分配的影响, 本研究采用大田试验, 以马铃薯不耐弱光品种'丽薯 6 号'和耐弱光品种'中薯 20'为材料, 出苗后用遮光率 70%的黑色遮阳网进行遮阴处理(T), 以自然光照为对照(CK), 测定了遮阴 30 d 后马铃薯叶片的光合作用、光响应曲线、CO_2响应曲线、光诱导曲线和叶绿素荧光参数的变化。结果表明: 1)遮阴后净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、最大净光合速率(P_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)较 CK 显著下降; '中薯 20'的 P_n、P_{max}、LSP 较高, LCP 和暗呼吸速率(R_d)较低。2)不同基因型CO_2响应参数无显著差异, 但'中薯 20'的最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max})较高, CO_2补偿点(CCP)较低。3)高光诱导过程中, '中薯 20'反应较快, 光合能力较强。4)初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、最大光化学量子效率(F_v/F_m)较 CK 显著增加, PSⅡ实际光化学量子效率($\Delta F/F_m'$)、表观电子传递速率(ETR)和光化学猝灭系数(qP)较 CK 显著下降, 非光化学猝灭系数(NPQ)呈增加趋势。5)非光化学热耗散(Φ_{NPQ})和荧光耗散途径($\Phi_{f,d}$)比例显著增加, 光化学猝灭耗散途径($\Phi_{PSⅡ}$)比例显著减少, 主要以增加热耗散为主。遮阴后, 耐弱光基因型'中薯 20'的 NPQ 和 Φ_{NPQ} 均高于不耐弱光的'丽薯 6 号', 说明'中薯 20'的光合机构保护能力更强。综合分析表明, 遮阴后耐弱光基因型马铃薯具有较高的净光合速率、较低的光补偿点、较低的 CO_2 补偿点、较快的光诱导反应速度和较高的非光化学热耗散能力。

关键词: 马铃薯; 耐弱光; 遮阴; 光合特性; 叶绿素荧光
中图分类号: S532 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2017)08-1181-09

Analysis of photosynthetic and fluorescence characteristics of low-light tolerant genotype potato under shade condition*

LI Caibin, GUO Huachun**

(Root &Tuber Crops Research Institute, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: With constant development of potato cultivation in winter agriculture fields in south China and in relay-intercropping systems in recent years, low light stress has been becoming the emerging limitation to potato development in these regions and it has increasingly gained considerable research attention. In order to explore the effects of low light stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescent characteristics along with the distribution of absorbed light energy of low-light

* 国家马铃薯产业体系(CARS-10-P21)和云南省马铃薯种业重大专项(2013ZA007)资助
** 通讯作者: 郭华春, 主要研究方向为薯类作物栽培生理与育种。E-mail: ynghc@126.com
李彩斌, 主要研究方向为马铃薯栽培生理与育种。E-mail: ynlcb2015@126.com
收稿日期: 2017-03-02 接受日期: 2017-04-28
* This work was supported by the National Potato Industry Technology System of China (CARS-10-P21) and the Major Projects of Yunnan Potato Seed Industry (2013ZA007).
** Corresponding author, E-mail: ynghc@126.com
Received Mar. 2, 2017; accepted Apr. 28, 2017

tolerant genotype potato, a field experiment was conducted with low-light sensitive potato cultivar 'Lishu 6' and low-light tolerant potato cultivar 'Zhongshu 20'. The experiment consisted of a shade treatment using black net that can filter 70% of sunlight (T) and then a light treatment with full natural sunlight (CK) after seed emergence. The variations in photosynthesis, light and CO_2 response curves, light induced curve and chlorophyll fluorescence parameters of the different potato genotypes following 30 days of shade treatment were measured. The results following the shade treatment were as follows: 1) the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), maximum net photosynthetic rate (P_{max}), light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) under T were significantly lower than those under CK. While P_n, P_{max} and LSP of 'Zhongshu 20' potato cultivar were relatively higher than those of 'Lishu 6' potato cultivar, LCP and dark respiration rate (R_d) of 'Zhongshu 20' potato cultivar were lower than those of 'Lishu 6' potato cultivar. 2) The parameters of CO_2 response curve were not significantly different between the shade and control treatments, but 'Zhongshu 20' potato cultivar had higher maximum carboxylation rate (V_{cmax}), higher maximum electron transportation rate (J_{max}) and lower CO_2 compensation point (CCP) than 'Lishu 6' potato cultivar. 3) Potato cultivar 'Zhongshu 20' reacted quicker to high introduction rate and performed better in terms of photosynthetic capacity than potato cultivar 'Lishu 6'. 4) Compared with the control (CK), the increases of initial fluorescence (F_o), maximum fluorescence (F_m) and maximum photochemical quantum efficiency (F_v/F_m) were significantly higher in T treatments. Also reductions in actual photochemical quantum efficiency of PSⅡ ($\Delta F/F_m'$), apparent electron transfer rate (ETR) and photochemical quenching coefficient (qP) were significantly higher in T treatments. Furthermore, there was an increasing trend in non photochemical quenching coefficient (NPQ). 5) Compared with the control, the ratios of non-photochemical dissipation (Φ_{NPQ}) and fluorescence dissipation ($\Phi_{f,d}$) pathways increased remarkably under shade treatment. The ratio of photochemical quenching pathway (Φ_{PSII}) decreased significantly, making Φ_{NPQ} as the main pathway of dissipation. After shade treatment, the low-light tolerant potato genotype 'Zhongshu 20' overall performance for NPQ and Φ_{NPQ} was higher than the low-light sensitive potato genotype 'Lishu 6', suggesting that 'Zhongshu 20' cultivar had more stronger photosynthetic apparatus protective capability. The above comprehensive analysis indicated that low-light tolerance genotype potatoes had relatively higher P_n, lower LCP and CCP, faster light induced reaction rate and higher non-photochemical dissipation capacity under shade conditions compared with that of low-light sensitive potato cultivar.
Keywords: Potato; Low-light tolerance; Shade condition; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)为中国第 4 大主要粮食作物，种植面积仅次于水稻(*Oryza sativa* L.)、小麦(*Triticum aestivum* L.)和玉米(*Zea mays* L.)，随着中国人口压力不断增加、耕地面积逐步缩小和种植结构的调整以及经济效益的驱使，南方冬闲田逐渐成为马铃薯发展优势区[1]。同时马铃薯和玉米等高位作物间套种植一直是中国西南地区马铃薯栽培的主要模式[2]，在间套种植过程中，马铃薯作为低矮作物，在不同时期均会受到玉米等高位作物的遮阴影响，造成产量下降，影响马铃薯的种植效益[3-4]。弱光胁迫逐渐成为限制马铃薯产业发展的重要因素[5]，因此，由于气候条件或作物遮阴造成的马铃薯弱光胁迫问题越来越受到关注。

李彩斌等[6]和秦玉芝等[7]研究发现遮阴会导致马铃薯株高增加、节间伸长、茎粗变细等形态变化，并且产量下降，品质变劣，不同马铃薯品种间存在差异。李佩华等[8]和肖特等[9]研究认为短期适度遮阴能促进马铃薯块茎形成。刘钟等[10]研究了不同时期遮阴条件下马铃薯叶片抗逆生理生化指标，并对马铃薯的耐阴性进行评价。秦玉芝等[5,11]对国际马铃薯中心(CIP)引进的马铃薯资源进行光合特性研究，发现不同马铃薯资源对不同光强的利用能力和适应性存在较大差异，通过人工气候箱对其中 1 个原始栽培种和生产上的 1 个普通栽培品种进行了持续弱光处理，发现持续弱光胁迫减少了马铃薯叶片的气孔密度和叶绿体数量，叶绿素成分发生改变。同时持续弱光处理降低了两种基因型马铃薯叶片的表观量子效率、光饱和点、最大净光合速率、CO_2饱和点，增加了表观羧化效率和 CO_2 补偿点。普通栽培品种弱光适应性强于原始栽培种，二者在弱光条件下的光合特性响应不同。

目前，不同弱光耐受性作物在弱光胁迫下的光合特性和荧光参数研究多集中在玉米[12]、大豆(*Glycine max* L.)[13]、番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)[14]和魔芋(*Amorphophallus xiei* H. Li, F. Gao et Z. L. Dao, sp. nov)[15]等方面。针对不同弱光耐受性基因型马铃薯在弱光胁迫条件下的光合特性、光诱导和叶绿素荧光参数的研究鲜有报道。笔者在前期工作的基础上选用生产上广泛栽培的马铃薯'丽薯 6 号'(不耐弱光)和'中薯 20'(耐弱光)，采用大田人工遮阴的方式，研究遮阴对不同弱光耐受性基因型马铃薯光合、荧光特性的影响及其差异，以期为马铃

薯耐弱光品种选育和马铃薯生产提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　供试材料

供试马铃薯品种为‘丽薯 6 号’(不耐弱光)和‘中薯 20’(耐弱光), 由云南农业大学薯类作物研究所提供。支撑木为直径 10 cm、长 2.5 m 的杉木, 遮阳网为扁丝遮阳网, 遮光率 70%。

1.2　试验设计与方法

试验在云南省昆明市团结镇云南农业大学薯类作物研究所试验基地进行(25°4′N, 102°31′E), 土壤为沙壤土, 海拔 2 092.4 m, 属低纬度高海拔亚热带半湿性季风气候, 年平均气温 13.2 ℃, 全年无霜期 170~180 d, 年平均日照时数 2 200 h, 年平均降雨量 1 035 mm , 降雨主要集中在 5—9 月。

2015 年 4 月 12 日播种, 采用裂区设计, 主区为光照, 设置自然光照(对照, CK)和遮光 70%(处理, T)2 个水平, 副区为品种。每处理 3 次重复, 单行起垄, 垄上微沟种植, 每重复种 20 株, 株距 25 cm, 行距 70 cm, 种植密度为 57 142 株·hm^{-2}, 区组间隔 50 cm。试验小区面积为 49.35 m^2(长 10.5 m, 宽 4.7 m)。施肥量: 控释配方肥 1 020 kg·hm^{-2}(养分含量为 N∶P_2O_5∶K_2O=15∶7∶18), 精制有机肥 5 190 kg·hm^{-2}(养分含量为有机质≥45%)。

搭建遮阴棚: 播种后不浇水, 等待自然出苗。出苗后(2015 年 5 月 9 日), 植株长至约 5~10 cm 高时, 按区组挖坑埋桩, 固定遮阳网, 遮阳网距离垄面高 1.7 m, 四周封闭, 遮阴时间为全生育期遮阴。其他田间管理一致。

1.3　测定项目及方法

遮阴 30 d 后, 于 2015 年 6 月 8—10 日, 采用 Li-6400 便携式光合仪(Li-Cor, USA)进行光合作用、光响应曲线、CO_2 响应曲线、光合诱导曲线的测定, 采用 Li-6400 XT 便携式光合荧光测量系统(Li-Cor, USA)进行叶绿素荧光参数的测定。所有参数测定均选择从顶部倒数第 4 片完全展开的健康叶。

1.3.1　光合作用测定

测定于上午 9:30—12:00 进行, 每重复测 5 株, 3 次重复, 共测定 15 片叶。测定时设置光强为 1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}, 温度 25 ℃, 相对湿度 70%, CO_2 浓度为 400 μmol·mol^{-1}, 空气流速为 500 mol·s^{-1}, 每个点稳定 2 min 后读数。测定参数包括: 叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等, 所有测定值均由仪器自动记录。计算瞬时水分利用效率(WUE), 计算公式为:

$$\text{WUE}=\text{净光合速率}/\text{蒸腾速率} \quad (1)$$

1.3.2　光响应曲线测定

测定于上午 9:30—12:00 进行, 每小区测 3 次重复。测定时使用 CO_2 注入系统将 CO_2 浓度控制为 400 μmol·mol^{-1}, 其他设置与光合作用测定一致, 夹上叶片后于 1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}光强下稳定 10 min, 数据稳定后启动自动测量程序, 光照强度(μmol·m^{-2}·s^{-1})从大到小依次设为: 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、80、60、40、20、10、0。每个光强下稳定 180 s 后测定净光合速率(P_n)。根据 Webb 等[16]提供的方法拟合 P_n-PPFD, 即光响应曲线, 模型表达式为:

$$P_n=a-c\times e^{-b\times \text{PPFD}} \quad (2)$$

式中: a、b、c 是与光照强度(PPFD)相关的系数。根据式(2)中系数计算相应的最大净光合速率(P_{max})=a; 暗呼吸速率(R_d)=$a-c$; 光补偿点(LCP)=ln(a/c)×(−1/b); 光饱和点(LSP)=ln(0.1×a/c)×(−1/b); 表观量子产额(AQY) =$b\times c\times e^{[b\times(-\text{LCP})]}$。

1.3.3　CO_2 响应曲线测定

测定 CO_2 响应曲线时, 参比室 CO_2 浓度(μmol·mol^{-1})梯度依次为 400、300、200、100、80、50、400、400、600、800、1 000、1 200、1 500、1 800、2 000(用 Li-6400 自带的 CO_2 注入系统控制), 光照强度设置为 1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}, 其他测量条件与光响应曲线测定设置的条件相同, 仪器在稳定 180 s 后自动记录该浓度梯度下的 P_n 和胞间 CO_2 浓度(C_i), 将 P_n-C_i 响应曲线的直线部分按照许大全[17]提供的方法进行拟合:

$$y=kx+b \quad (3)$$

根据式(3)中各参数, 计算所对应的羧化效率(CE)=k、CO_2 补偿点(CCP)=−b/k, 并计算光呼吸速率(RL)=CE×CCP。参照 Bernacchi 等[18]的方法计算最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max})。

1.3.4　光合诱导曲线测定

光合诱导过程通过先暗适应后再以高光诱导来观测叶片对高光的响应, 本研究设置为0~1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}光合诱导, 在测量的前一天将叶片用黑布遮光, 避免测量前的自然光诱导。测量时, 除光照强度外其他设置与光响应曲线测定设置的条件相同。充分暗适应至读数稳定后, 通过光合仪内置程序 Time-Lamp, 设置0 μmol·m^{-2}·s^{-1}光照强度下每30 s记录1次P_n, 连续记录2 min; 随后瞬间将光强提高到 1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}, 每30 s记录1次P_n, 连续记录15 min, 直到光合诱导完成。根据Tausz等[19]的方法对光合诱导过程中P_n随时间的进程进行拟合:

$$P_{(t)} = P_{shade} + (P_{max} - P_{shade}) \times (1 - e^{-t/t_1}) \quad (4)$$

式中: P_{shade}为光照0 μmol·m^{-2}·s^{-1}时的净光合速率, P_{max}为1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}光强诱导稳定后的最大光合速率, t_1为时间特征常数。根据拟合参数计算净光合速率达到最大净光合速率的50%、90%时所需时间$T_{50\%P}$、$T_{90\%P}$, 分别计算诱导1 min、5 min、10 min时达到的状态(达到最大净光合速率的百分比)$IS_{1\ min}$、$IS_{5\ min}$、$IS_{10\ min}$。

1.3.5 叶绿素荧光参数测定

于凌晨3:00—6:00对凌晨荧光参数进行测定, 每小区测10片叶。测定前一天对所测健康植株进行挂牌标记, 测量时, 关闭光源。夹上叶片后, 待变量dF/dT稳定在±5以内时, 对暗适应下初始荧光(F_o)、暗适应下最大荧光(F_m)、暗适应下最大光化学量子效率(F_v/F_m)等参数值进行测定。8:30以后对在光照条件下充分适应后的叶片(测凌晨荧光所用叶片)进行实时荧光参数的测定, 测定时, 打开光源, 光强设置为1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}, 夹上叶片后, 待变量dF/dT稳定在±5以内时记录光适应条件下的最小荧光(F_o')、最大荧光(F_m') 和稳态荧光(F_s)。参照Demmig-Adams等[20-21]的方法分别计算相应荧光参数: 光适应下PSII最大光化学量子效率(F_v'/F_m')=(F_m'–F_o')/F_m'; PSII实际光化学量子效率($\Delta F/F_m'$)=(F_m'–F_s)/F_m'; 光化学猝灭系数(qP)=(F_m'–F_s)/(F_m'–F_o'); 非光化学猝灭系数(NPQ)=(F_m–F_m')/F_m'; 表观电子传递速率(ETR)=PPFD×$\Delta F/F_m'$×0.84×0.5。根据Hendrickson等[22]的方法, 分别计算吸收光能分配到光化学耗散途径(Φ_{PSII})、非光化学淬灭耗散途径(Φ_{NPQ})和荧光耗散途径($\Phi_{f,d}$)的量: Φ_{PSII}=1–F_s/F_m', $\Phi_{f,d}$=F_s/F_m, Φ_{NPQ}= F_s/F_m'–F_s/F_m; 且Φ_{PSII}+$\Phi_{f,d}$+Φ_{NPQ}= 1。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 软件进行数据处理和作图; 用 SPSS 17.0 进行统计分析, 采用单因素方差分析(One-way ANOVA), 并采用邓肯新复极差法比较对照和处理间的差异显著性, P<0.05 为差异显著; 用 Sigmaplot 10.0 软件进行相关曲线拟合。

2 结果与分析

2.1 遮阴对马铃薯光合特征参数的影响

2.1.1 对光合速率的影响

由表 1 可知: 遮阴处理后'丽薯 6 号'和'中薯 20'的 P_n、G_s、T_r 均显著下降, '丽薯 6 号'P_n 下降 42.84%,

表 1 遮光对马铃薯不同弱光耐受性品种的光合特征参数的影响

Table 1 Effect of shading on photosynthetic characteristics of potato cultivars with different low-light tolerance

光合特征参数 Photosynthetic parameter	丽薯 6 号 Lishu 6		中薯 20 Zhongshu 20	
	CK	T	CK	T
净光合速率(P_n) Net photosynthetic rate (μmol·m^{-2}·s^{-1})	21.45±2.10a	12.26±0.80b	24.20±1.75a	17.52±0.24b
气孔导度(G_s) Stomatal conductance (mol·m^{-2}·s^{-1})	0.40±0.08a	0.18±0.05b	0.57±0.11a	0.45±0.09b
胞间 CO_2 浓度(C_i) Intercellular carbon dioxide concentration (μmol·mol^{-1})	275.96±6.81a	272.17±18.15a	286.80±10.22b	307.30±13.45a
蒸腾速率(T_r) Transpiration rate (mmol·m^{-2}·s^{-1})	4.39±0.40a	2.68±0.47b	5.81±0.48a	4.64±0.41b
水分利用效率(WUE) Water use efficiency (μmol·mmol^{-1})	54.75±6.17b	69.49±12.22a	43.45±7.05a	41.27±9.78a
最大净光合速率(P_{max}) Maximum net photosynthetic rate (μmol·m^{-2}·s^{-1})	20.91±0.90a	16.31±2.05b	25.56±2.08a	20.16±0.23b
光饱和点(LSP) Light saturation point (μmol·m^{-2}·s^{-1})	1 799.16±361.67a	1 163.51±148.58b	2 293.35±61.18a	1 557.37±101.35b
光补偿点(LCP) Light compensation point (μmol·m^{-2}·s^{-1})	45.83±13.12a	19.05±2.52b	27.31±2.90a	17.75±1.52b
暗呼吸速率(R_d) Dark respiration rate (μmol·m^{-2}·s^{-1})	−2.64±0.18a	−1.30±0.13b	−1.47±0.31a	−1.11±0.19a
表观量子产额(AQY) Apparent quantum yield (μmol·mol^{-1})	0.06±0.01a	0.07±0.00a	0.05±0.01a	0.06±0.00a
羧化效率(CE) Carboxylation efficiency (mol·mol^{-1})	0.06±0.03a	0.09±0.00a	0.10±0.01a	0.09±0.00a
光呼吸(RL) Photorespiration (μmol·m^{-2}·s^{-1})	−4.21±1.71a	−5.09±0.77a	−5.74±0.82a	−5.31±0.50a
CO_2 补偿点(CCP) Carbon dioxide compensation point (μmol·mol^{-1})	67.80±7.01a	59.92±9.13a	57.34±7.08a	57.42±5.19a
最大羧化速率(V_{cmax}) Maximum carboxylation rate (μmol·m^{-2}·s^{-1})	67.17±37.40a	91.86±6.14a	130.78±16.74a	104.65±3.78a
最大电子传递速率(J_{max}) Maximum electron transportation rate (μmol·m^{-2}·s^{-1})	190.57±98.16a	255.72±28.24a	399.83±61.21a	294.64±16.23b

CK: 自然光照处理; T: 遮光 70%处理。数据表示为平均值±标准差。不同小写字母表示 5%水平差异显著。CK: normal light; T: light decreased by 70%. 'Lishu 6' is low-light sensitive cultivar, 'Zhongshu 20' is low-light tolerant cultivar. The data is expressed as mean ± standard

deviation. Values followed by different lowercase letters are significantly different at 5% level.

而‘中薯 20’仅下降 27.60%, 远低于‘丽薯 6 号’, 且遮阴和对照条件下‘中薯 20’的 P_n、G_s、T_r 值均高于‘丽薯 6 号’, 光合作用能力较强。

2.1.2　对光响应参数的影响

由表 1 可知: 遮阴后, 2 个马铃薯品种 P_{max}、LSP、LCP 均显著下降, 表现一致。‘丽薯 6 号’P_{max}、LSP 较对照分别下降 22.00%、35.33%, ‘中薯 20’较对照分别下降 21.13%、32.09%, 下降幅度较‘丽薯 6 号’小。‘丽薯 6 号’R_d 显著下降, ‘中薯 20’虽然也下降但差异不显著。‘丽薯 6 号’和‘中薯 20’ AQY 较对照均无明显变化。‘中薯 20’遮阴和对照条件下 P_{max}、LSP 均高于‘丽薯 6 号’, 而 LCP 和 R_d 均低于‘丽薯 6 号’, 说明‘中薯 20’可利用光强范围更广, 暗呼吸消耗有机物更少, 在高光和低光条件下均有较强的光合能力。

2.1.3　对 CO_2 响应参数的影响

由表 1 可知: 遮阴后, ‘丽薯 6 号’和‘中薯 20’对 CO_2 响应曲线的响应机制不同。遮阴后, ‘丽薯 6 号’和‘中薯 20’ CE、RL、V_{cmax}、J_{max} 和 CCP 呈大致相反的变化趋势, 除‘中薯 20’的 J_{max} 较对照显著下降外, 其他指标均无显著变化。‘中薯 20’虽然各指标表现与‘丽薯 6 号’相反, 呈下降趋势, 但遮阴处理和自然光照条件下其 CCP 均低于‘丽薯 6 号’, 而其他指标则高于‘丽薯 6 号’, 其 CO_2 固定和转化能力更强, 能够在低光强下利用更低浓度的 CO_2, 光合能力强于‘丽薯 6 号’。

2.2　遮阴对马铃薯光合诱导参数的影响

由表 2 可知: ‘丽薯 6 号’和‘中薯 20’对高光的诱导响应存在差异。遮阴处理条件下, ‘丽薯 6 号’暗适应后 $T_{50\%P}$、$T_{90\%P}$ 缩短, 而‘中薯 20’所需时间延长, 但均没有达到显著差异。遮阴后‘丽薯 6 号’和‘中薯 20’的 $IS_{1\ min}$、$IS_{5\ min}$、$IS_{10\ min}$ 表现一致, 均减小, ‘中薯 20’较对照下降显著, ‘丽薯 6 号’仅 $IS_{1\ min}$ 下降显著。‘中薯 20’在遮阴和对照条件下 $T_{50\%P}$ 和 $T_{90\%P}$ 均小于‘丽薯 6 号’, $IS_{1\ min}$ 和 $IS_{5\ min}$ 均高于‘丽薯 6 号’, 说明‘中薯 20’的光捕获能力和利用短暂强光的能力较强。

表 2　遮阴对马铃薯不同弱光耐受性品种光合诱导参数的影响

Table 2　Effect of shading on photoinduction parameters of potato cultivars with different low-light tolerance

光合诱导参数 Photoinduction parameter	丽薯 6 号 Lishu 6		中薯 20 Zhongshu 20	
	CK	T	CK	T
$T_{50\%P}$ (s)	361.76±205.93a	275.30±129.46a	123.35±22.99a	156.98±29.61a
$T_{90\%P}$ (s)	1 354.08±780.29a	879.27±455.32a	381.88±83.01a	469.29±116.88a
$IS_{1\ min}$ (%)	5.17±0.61a	2.43±1.17b	6.93±0.65a	3.12±0.26b
$IS_{5\ min}$ (%)	24.29±7.42a	19.69±1.73a	29.06±4.70a	20.18±1.68b
$IS_{10\ min}$ (%)	26.98±8.42a	18.30±2.04a	26.71±3.07a	17.74±1.39b

$T_{50\%P}$、$T_{90\%P}$: 暗适应后达到最大净光合速率 50%、90%所需的时间; $IS_{1\ min}$、$IS_{5\ min}$、$IS_{10\ min}$: 暗适应后 1 min、5 min、10 min 所达到的最大净光合速率百分比。CK: 自然光照处理; T: 遮光 70%处理。数据表示为平均值±标准差。不同小写字母表示 5%水平差异显著。$T_{50\%P}$, $T_{90\%P}$: the time to reach 50% and 90% of maximum photosynthetic rate of dark adaptation; $IS_{1\ min}$, $IS_{5\ min}$, $IS_{10\ min}$: the maximum photosynthetic rate within 1 min, 5 min and 10 min, respectively, after dark adaptation. CK: normal light; T: light decreased by 70%. ‘Lishu 6’ is low-light sensitive cultivar, ‘Zhongshu 20’ is low-light tolerant cultivar. The data is expressed as mean ± standard deviation. Values followed by different lowercase letters are significantly different at 5% level.

2.3　遮阴对马铃薯叶绿素荧光参数的影响

由表 3 可知: 遮阴后, ‘中薯 20’和‘丽薯 6 号’暗适应下的 F_o、F_m、F_v/F_m 均较对照显著增加。‘丽薯 6 号’F_v'/F_m'遮阴前后无变化, ‘中薯 20’较对照下降显著。不同马铃薯品种遮阴后$\Delta F/F_m'$、ETR 和 qP 表现一致, 均较对照显著下降, NPQ 较对照无显著差异。遮阴后, ‘中薯 20’的 NPQ 高于‘丽薯 6 号’, 其热耗散能力更强, 可避免或减轻高光强对光合机构的破坏。

2.4　遮阴对马铃薯吸收光能分配的影响

由表 4 可知: 遮阴处理后, ‘丽薯 6 号’和‘中薯 20’反应一致, 均表现为 Φ_{NPQ} 和 $\Phi_{f,d}$ 显著增加, Φ_{PSII} 显著减少, 而且主要是以增加 Φ_{NPQ} 热耗散为主, 以此来防止过剩光能导致光合机构被破坏, 增强光保护能力。遮阴条件下, ‘中薯 20’和‘丽薯 6 号’Φ_{NPQ} 较对照分别增加 19.73%、12.89%, $\Phi_{f,d}$ 分别增加 12.93%、10.89%, 同时 Φ_{PSII} 分别减少 37.09%、29.76%, 说明遮阴条件下‘中薯 20’具有更强的光保护能力。

3　讨论与结论

光照是植物进行光合作用的能量源泉, 为植物提供同化力形成所需要的能量, 促进叶片气孔的开放和活化光合作用的关键酶(Rubisco), 并影响光合机构的发育[23]。弱光对马铃薯的影响直接表现在光合作用的一系列改变上。遮阴处理后, 马铃薯叶片

表 3　遮阴对马铃薯不同弱光耐受性品种叶绿素荧光参数的影响
Table 3　Effect of shading on chlorophyll fluorescence parameters of potato cultivars with different low-light tolerance

叶绿素荧光参数 Chlorophyll fluorescence parameter	丽薯 6 号 Lishu 6		中薯 20 Zhongshu 20	
	CK	T	CK	T
F_o	171.79±2.24b	174.58±1.42a	177.15±3.26b	182.30±3.53a
F_m	1 041.34±29.43b	1 109.82±20.99a	1 042.45±45.71b	1 130.21±31.61a
F_v/F_m	0.83±0.00b	0.84±0.00a	0.83±0.01b	0.84±0.00a
F_v'/F_m'	0.57±0.04a	0.57±0.01a	0.57±0.02a	0.55±0.01b
$\Delta F/F_m'$	0.29±0.04a	0.20±0.01b	0.32±0.03a	0.20±0.02b
ETR	182.70±22.92a	128.33±8.76b	199.92±21.71a	125.76±14.42b
NPQ	1.74±0.31a	1.75±0.09a	1.74±0.14a	1.84±0.11a
qP	0.51±0.04a	0.36±0.02b	0.56±0.05a	0.36±0.04b

F_o: 暗适应下的初始荧光; F_m: 暗适应下最大荧光; F_v/F_m: 暗适应下最大光化学量子效率; F_v'/F_m': 光适应下 PSⅡ最大光化学量子效率; $\Delta F/F_m'$: PSⅡ实际光化学量子效率; ETR: 表观电子传递速率; NPQ: 非光化学猝灭系数; qP: 光化学猝灭系数。CK: 自然光照处理; T: 遮光 70%处理。数据表示为平均值±标准差。相同品种同一处理之间不同小写字母表示 5%水平差异显著。F_o: initial fluorescence under dark adaptation; F_m: maximum fluorescence under dark adaptation; F_v/F_m: maximal photochemical quantum efficiency under dark adaptation; F_v'/F_m': maximum photochemical efficiency of PSⅡ under light adaptation; $\Delta F/F_m'$: actual photochemical quantum efficiency of PSII under light adaptation; ETR: apparent electron transfer rate; NPQ: non-photochemical quenching; qP: photochemical quenching. CK: normal light; T: light decreased by 70%. 'Lishu 6' is low-light sensitive cultivar, 'Zhongshu 20' is low-light tolerant cultivar. The data is expressed as mean ± standard deviation. Values followed by different lowercase letters are significantly different at 5% level.

表 4　遮阴对马铃薯不同弱光耐受性品种光能分配的影响
Table 4　Effect of shading on energy distribution of potato cultivars with different low-light tolerance

光能分配参数 energy distribution parameter	丽薯 6 号 Lishu 6		中薯 20 Zhongshu 20	
	CK	T	CK	T
Φ_{PSII}	0.29±0.04a	0.20±0.01b	0.32±0.03a	0.20±0.02b
Φ_{NPQ}	0.45±0.05b	0.51±0.02a	0.43±0.03b	0.52±0.02a
$\Phi_{f,d}$	0.26±0.02b	0.29±0.01a	0.25±0.01b	0.28±0.28a

$\Phi_{PSⅡ}$: 光化学耗散比例; Φ_{NPQ}: 非光化学猝灭耗散比例; $\Phi_{f,d}$: 荧光耗散比例。CK: 自然光照处理; T: 遮光 70%处理。数据表示为平均值±标准差。不同小写字母表示 5%水平差异显著。$\Phi_{PSⅡ}$: quantum yield of photochemical dissipation; Φ_{NPQ}: quantum yield of non-photochemical quenching dissipation; $\Phi_{f,d}$: quantum yield of fluorescence quenching dissipation. CK: normal light; T: light decreased by 70%. 'Lishu 6' is low-light sensitive cultivar, 'Zhongshu 20' is low-light tolerant cultivar. The data is expressed as mean ± standard deviation. Values followed by different lowercase letters are significantly different at 5% level.

P_n、G_s、T_r、P_{max}、LSP、LCP 均显著下降，这与前人在马铃薯或其他植物上的研究结果基本一致[5,12,24-28]。说明遮阴降低了马铃薯叶片的光合能力，提高了对弱光的利用能力。前人研究认为，同时具有较低的光补偿点和较高的光饱和点的植物光适应性较强[29]，耐弱光能力强的基因型作物对弱光环境具有更好的适应性[24,30]，遮阴后光合速率等指标下降幅度小于不耐弱光基因型[23]。本研究中在自然光照和遮阴处理条件下，'中薯 20'的 P_n、P_{max}、LSP 均高于'丽薯 6 号'，同时 LCP 和 R_d 均低于'丽薯 6 号'，并且 P_{max}、LSP 在遮阴后下降幅度低于'丽薯 6 号'，说明耐弱光马铃薯'中薯 20'对光照的敏感程度低于'丽薯 6 号'，在不同光照强度下均具有较高的光合能力，利用光强范围较宽。R_d 下降能够减少有机物的消耗，有利于有机物的积累，耐弱光基因型不同处理间暗呼吸速率均低于不耐弱光基因型。

遮阴后，不同基因型马铃薯 CO_2 响应参数呈大致相反的变化趋势，但各指标较 CK 基本无显著变化。'中薯 20'RL、V_{cmax}、J_{max} 均高于'丽薯 6 号'，而 CCP 低于'丽薯 6 号'。在较低的 CO_2 浓度高光强条件下，较高的光呼吸能够耗散过剩的光能，减轻或避免光合机构损伤[17]。V_{cmax} 和 J_{max} 是饱和光强下限制光合速率的重要因子[31]，弱光下显著降低[32-33]，与本研究中'中薯 20'表现一致，而较高的 V_{cmax} 和 J_{max} 暗示在光合作用中 1,5-二磷酸核酮糖(RUBP)固定的 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)数量和活性较高[34]，进而保证较高的光合速率。CCP 是反映植物对 CO_2 利用能力的重要参数，秦玉芝等[5]和刘卫琴等[35]研究表明弱光处理提高了马铃薯和草莓(*Fragaria×ananassa* Duch.)CCP，付忠等[36]认为低光强降低了魔芋(*Amorphophallus albus* P. Y. Liu et J. F. Chen)的 CCP。本研究中'丽薯 6 号'遮阴后 CCP 表现下降，而'中薯 20'略有上升，可能与其叶片解剖结构有关，还需要进一步研究，同时不同作物和不同

生长环境也可能影响 CCP 的响应。

间套种植模式下，处于低位的马铃薯受高位作物的不断生长、太阳照射角度的变化、云、风速的大小和方向的变化等因素的影响，接受光照的强弱和持续时间也处于动态变化中。当从弱光环境中突然转移到强光下时，马铃薯叶片的光合速率需要经过一定的诱导时间才能达到最高水平[17]，而这个诱导时间的长短决定了马铃薯对有限光能的利用效率。本研究表明耐弱光马铃薯‘中薯 20’在遮阴和对照条件下的 $T_{50\%P}$ 和 $T_{90\%P}$ 均小于不耐弱光马铃薯‘丽薯 6 号’，且 $IS_{1\ min}$ 和 $IS_{5\ min}$ 均高于‘丽薯 6 号’，说明耐弱光基因型马铃薯光捕获能力和利用短暂强光的能力较强，而付钟等[36]也认为喜阴植物在高光强下具有较快的光诱导速率，进一步证明‘中薯 20’具有较强的耐阴性，更适合与玉米等作物间套种植。叶绿素荧光参数作为光合作用研究的理想探针，可以更直观地反映不同光照条件下光合作用中心的开放程度以及植物热耗散等情况，是一种对植物无损伤、反应敏捷、操作简单的方法[13]。目前对遮阴处理后 F_o、F_m、$\Delta F/F_m'$、ETR、qP 的变化趋势研究结论比较一致[24,37-39]，与本试验结果相符，即遮阴导致 F_o、F_m 增加，$\Delta F/F_m'$、ETR、qP 下降，PSⅡ反应中心遭到破坏，实际光合能力下降。而对 F_v/F_m 的研究结论不一致。熊宇等[37]研究表明遮光处理会导致黄瓜(*Cucumis sativus* Linn.)F_v/F_m 下降。吴亚男[24]研究认为玉米粒期短期遮阴能够提高 F_v/F_m，长期遮阴导致 F_v/F_m 下降。焦念元等[32]、宋艳霞等[40]和韦金河等[41]研究表明遮阴会导致花生(*Arachis hypogaea* Linn.)、大豆和槭树(*Acer palmatum* Thunb.)叶片 F_v/F_m 增加。说明不同遮阴程度、不同遮阴时期和持续时间、不同植物叶片 F_v/F_m 对遮阴响应不同。本研究中，遮阴后马铃薯叶片 F_v/F_m 均呈增加趋势，可能与马铃薯特性及遮阴时间相对较短有关。

光合机构吸收的光能可能用于 3 个途径：一是推动光化学反应；二是通过热能的形式耗散掉；三是通过荧光的形式发射出来。三者之间紧密联系，此消彼长，故可以通过吸收光能在三者之间的分配比例探测光合作用的变化[17]。本试验表明，遮阴处理后，Φ_{NPQ} 和 $\Phi_{f,d}$ 分配比例显著增加，$\Phi_{PSⅡ}$ 显著减少，而且主要是以增加热耗散比例为主。这与周艳虹等[38]在黄瓜上的研究结果一致。遮阴条件下，马铃薯叶片光饱和点降低，1 500 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 的光强已经超过或接近其饱和光强，容易产生光抑制，此时增加非光化学猝灭耗散途径比例和荧光耗散比例，减少光化学耗散比例，是植物对逆境的一种适应能力，非光化学热耗散增加可减少 PSⅡ和电子传递链的过分还原，与叶黄素循环的运行状况及叶黄素库的大小相关，是植物防止光能过剩导致光合机构被破坏，避免光抑制的一种保护性机制[38]。遮阴后，耐弱光马铃薯‘中薯 20’NPQ 和 Φ_{NPQ} 均高于耐阴性较弱的‘丽薯 6 号’，耐阴性强的基因型 PSⅡ反应中心抵抗弱光胁迫的能力更强，能够及时耗散过剩光能，减轻或避免光合机构受到破坏[13]。

本研究表明弱光胁迫降低了马铃薯的光合能力，使可利用光强范围变窄，对高光强的利用能力减弱，增强了对低光强的利用能力，且耐弱光基因型对弱光的适应性更强。与不耐弱光基因型相比，弱光胁迫下耐弱光基因型的净光合速率下降幅度较小并保持较高的水平，光补偿点和 CO_2 补偿点较低，光诱导反应速度较快，非光化学热耗散能力较强。‘中薯 20’在自然光照下的光合能力优于‘丽薯 6 号’，是一个适应性较广的栽培品种和育种材料。本研究结果可以为马铃薯耐弱光品种选育和间套复种及冬作区马铃薯品种选择提供科学依据。本研究仅针对遮光 70%条件下遮阴 30 d 后的马铃薯光合和荧光特性进行了研究，而不同遮阴时期、遮阴持续时间和弱光胁迫解除后马铃薯对光合和荧光特性的反应可能都有差异，还需要进一步深入研究。

参考文献 References

[1] 屈冬玉，谢开云，金黎平，等. 中国马铃薯产业发展与食物安全[J]. 中国农业科学, 2005, 38(2): 358–362
Qu D Y, Xie K Y, Jin L P, et al. Development of potato industry and food security in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(2): 358–362
[2] 肖继坪，颉炜清，郭华春. 马铃薯与玉米间作群体的光合及产量效应[J]. 中国马铃薯, 2011, 25(6): 339–341
Xiao J P, Xie W Q, Guo H C. Characteristics of photosynthesis and yield in potato intercropping with maize[J]. Chinese Potato Journal, 2011, 25(6): 339–341
[3] 黄承建，赵思毅，王季春，等. 马铃薯/玉米不同行比套作对马铃薯生理特性和群体产量的影响[J]. 草业学报, 2013, 22(6): 117–128
Huang C J, Zhao S Y, Wang J C, et al. Effects of a potato/maize intercropping system on physiological characteristics and total yield with two potato varieties at different row ratios[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(6): 117–128
[4] 桂富荣，普雁翔，王平华. 马铃薯与玉米不同套种模式的经济效益评价[J]. 云南农业大学学报, 2005, 20(6): 792–794
Gui F R, Pu Y X, Wang P H. Economic evaluation of different intercrop pattern of corn and potato[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2005, 20(6): 792–794

[5] 秦玉芝, 邢铮, 邹剑锋, 等. 持续弱光胁迫对马铃薯苗期生长和光合特性的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(3): 537–545
Qin Y Z, Xing Z, Zou J F, et al. Effects of sustained weak light on seedling growth and photosynthetic characteristics of potato seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(3): 537–545
[6] 李彩斌, 郭华春. 遮光处理对马铃薯生长的影响[J]. 西南农业学报, 2015, 28(5): 1932–1935
Li C B, Guo H C. Effect of shading treatment on growing of potato[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2015, 28(5): 1932–1935
[7] 秦玉芝, 覃丽, 何长征, 等. 遮光处理对马铃薯农艺性状和产量的影响[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2017, 43(1): 1–6
Qin Y Z, Qin L, He C Z, et al. Effect of shading treatment on the agronomic traits and yield of potato (*Solanum tuberosum* L.)[J]. Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences, 2017, 43(1): 1–6
[8] 李佩华, 彭徐. 马铃薯遮光处理的效应研究[J]. 中国农学通报, 2007, 23(4): 220–227
Li P H, Peng X. Study on photosynthesis effect of shading potato light[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2007, 23(4): 220–227
[9] 肖特, 马艳红, 于肖夏, 等. 温光处理对不同马铃薯品种块茎形成发育影响的研究[J]. 内蒙古农业大学学报, 2011, 32(4): 110–115
Xiao T, Ma Y H, Yu X X, et al. Study on effect of temperature and light treatments on growth and formation of potato (*Solanum tuberosum* L.) varieties tuber[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University, 2011, 32(4): 110–115
[10] 刘钟, 薛英利, 杨圆满, 等. 人工遮阴条件下 3 个马铃薯品种耐阴性研究[J]. 云南农业大学学报, 2015, 30(4): 566–574
Liu Z, Xue Y L, Yang Y M, et al. Study on shade tolerance of three potato varieties under the artificial shading[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2015, 30(4): 566–574
[11] 秦玉芝, 陈珏, 邢铮, 等. CIP 引进马铃薯资源光合作用特性研究[C]//马铃薯产业与科技扶贫. 银川: 中国作物学会马铃薯专业委员会, 2011: 178–183
Qin Y Z, Chen J, Xing Z, et al. Study on the photosynthetic characteristics of potato resources introduced by CIP[C]//Potato Industry and Science and Technology Poverty Alleviation. Yinchuan: Chinese Crop Society Potato Specialized Committee, 2011: 178–183
[12] 李冬梅, 赵奎华, 王延波, 等. 不同耐密性玉米品种光合特性对弱光响应的差异[J]. 玉米科学, 2013, 21(5): 52–56
Li D M, Zhao K H, Wang Y B, et al. Responses of photosynthesis characters to low-light stress for maize hybrids with different density tolerances[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(5): 52–56
[13] 李瑞, 文涛, 唐艳萍, 等. 遮阴对大豆幼苗光合和荧光特性的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(6): 198–206
Li R, Wen T, Tang Y P, et al. Effect of shading on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of soybean[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(6): 198–206
[14] 李宁, 郭世荣, 束胜, 等. 外源 24-表油菜素内酯对弱光胁迫下番茄幼苗叶片形态及光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(3): 847–852
Li N, Guo S R, Shu S, et al. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on leaf morphology and photosynthetic characteristics of tomato seedlings under low light stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(3): 847–852
[15] 付忠, 谢世清, 徐文果, 等. 不同光照强度下谢君魔芋的光合作用及能量分配特征[J]. 应用生态学报, 2016, 27(4): 1177–1188
Fu Z, Xie S Q, Xu W G, et al. Characteristics of photosynthesis and light energy partitioning in *Amorphophallus xiei* grown along a light-intensity gradient[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(4): 1177–1188
[16] Webb W L, Newton M, Starr D. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: A mathematical model[J]. Oecologia, 1974, 17(4): 281–291
[17] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 9–160
Xu D Q. Photosynthetic Efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 9–160
[18] Bernacchi C J, Singsaas E L, Pimentel C, et al. Improved temperature response functions for models of rubisco-limited photosynthesis[J]. Plant, Cell & Environment, 2001, 24(2): 253–259
[19] Tausz M, Warren C R, Adams M A. Dynamic light use and protection from excess light in upper canopy and coppice leaves of *Nothofagus cunninghamii* in an old growth, cool temperate rainforest in Victoria, Australia[J]. New Phytologist, 2005, 165(1): 143–155
[20] Demmig-Adams B, Adams Ⅲ W W, Logan B A, et al. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem Ⅱ efficiency in plants acclimated to light stress[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1995, 22(2): 249–260
[21] Demmig-Adams B, Adams Ⅲ W W, Barker D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. Physiologia Plantarum, 1996, 98(2): 253–264
[22] Hendrickson L, Furbank R T, Chow W S. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence[J]. Photosynthesis Research, 2004, 82(1): 73–81
[23] 翁忙玲, 程慧林, 姜卫兵. 弱光对园艺植物光合特性及生长发育影响研究进展[J]. 内蒙古农业大学学报, 2007, 28(3): 279–282
Weng M L, Cheng H L, Jiang W B. Effects of low light on photosynthetic characters, growth and development of horticultural plants[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University, 2007, 28(3): 279–282
[24] 吴亚男. 不同玉米品种耐阴性评价及高产群体结构[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2014: 51–78
Wu Y N. Shade-endurance among different maize varieties and

high-yielding population structure[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2014: 51–78

[25] 黄承建，赵思毅，王季春，等. 马铃薯/玉米不同行数比套作对马铃薯光合特性和产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(11): 1443–1450
Huang C J, Zhao S Y, Wang J C, et al. Photosynthetic characteristics and yield of potato in potato/maize intercropping systems with different row number ratios[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2012, 20(11): 1443–1450

[26] 王建华，任士福，史宝胜，等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(7): 1811–1817
Wang J H, Ren S F, Shi B S, et al. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(7): 1811–1817

[27] 范元芳，杨峰，何知舟，等. 套作大豆形态、光合特征对玉米荫蔽及光照恢复的响应[J]. 中国生态农业学报，2016, 24(5): 608–617
Fan Y F, Yang F, He Z Z, et al. Effects of shading and light recovery on soybean morphology and photosynthetic characteristics in soybean-maize intercropping system[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(5): 608–617

[28] 张元帅，冯伟，张海艳，等. 遮阴和施氮对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. 中国生态农业学报，2016，24(9): 1177–1184
Zhang Y S, Feng W, Zhang H Y, et al. Effects of shading and nitrogen rate on photosynthetic characteristics of flag leaves and yield of winter wheat[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(9): 1177–1184

[29] 蔡仕珍，陈其兵，潘远智，等. 遮光对花叶细辛光合特性和荧光参数的影响[J]. 四川农业大学学报，2004，22(4): 326–331
Cai S Z, Chen Q B, Pan Y Z, et al. Effects of photosynthetic characters and chlorophyll fluorescence parameters on *A. splendens* under different sun-shading treatments[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2004, 22(4): 326–331

[30] 杜成凤，李潮海，刘天学，等. 遮荫对两个基因型玉米叶片解剖结构及光合特性的影响[J]. 生态学报，2011，31(21): 6633–6640
Du C F, Li C H, Liu T X, et al. Response of anatomical structure and photosynthetic characteristics to low light stress in leaves of different maize genotypes[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(21): 6633–6640

[31] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(392): 2393–2401

[32] 焦念元，杨萌珂，宁堂原，等. 玉米花生间作和磷肥对间作花生光合特性及产量的影响[J]. 植物生态学报，2013，37(11): 1010–1017
Jiao N Y, Yang M K, Ning T Y, et al. Effects of maize-peanut intercropping and phosphate fertilizer on photosynthetic characteristics and yield of intercropped peanut plants[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(11): 1010–1017

[33] 田耀华，原慧芳，龙云峰，等. 生长光强对六个橡胶树品种幼苗光合特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报，2012，20(3): 270–276
Tian Y H, Yuan H F, Long Y F, et al. Influence of growth light intensity on photosynthetic characteristics in six varieties of *Hevea brasiliensis* seedlings[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2012, 20(3): 270–276

[34] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, et al. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO_2[J]. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(3): 271–282

[35] 刘卫琴，汪良驹，刘晖，等. 遮阴对丰香草莓光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 果树学报, 2006, 23(2): 209–213
Liu W Q, Wang L J, Liu H, et al. Effects of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of Toyonoka strawberry cultivar[J]. Journal of Fruit Science, 2006, 23(2): 209–213

[36] 付忠，谢世清，徐文果，等. 3 种光强环境下白魔芋生长旺盛期的光合和叶绿素 a 荧光特征[J]. 应用与环境生物学报, 2016, 22(3): 446–454
Fu Z, Xie S Q, Xu W G, et al. Characteristics of photosynthesis and chlorophyll a fluorescence in *Amorphophallus albus* during vigorous growth under different light intensity[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2016, 22(3): 446–454

[37] 熊宇，杨再强，薛晓萍，等. 遮光处理对温室黄瓜幼龄植株叶片光合参数的影响[J]. 中国农业气象，2016，37(2): 222–230
Xiong Y, Yang Z Q, Xue X P, et al. Effect of shading on photosynthetic parameters in greenhouse cucumber leaves[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2016, 37(2): 222–230

[38] 周艳虹，黄黎锋，喻景权. 持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收光能分配的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(2): 153–160
Zhou Y H, Huang L F, Yu J Q. Effects of sustained chilling and low light on gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and absorbed light allocation in cucumber leaves[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2004, 30(2): 153–160

[39] 葛亚英，田丹青，俞信英，等. 光合荧光参数等指标对室内悬挂植物 12 个品种的耐荫性评价[J]. 浙江农业学报, 2013, 25(3): 483–487
Ge Y Y, Tian D Q, Yu X Y, et al. Evaluation on shade-tolerance of twelve indoor hanging plant species by using several indexes such as chlorophyll fluorescence parameters[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2013, 25(3): 483–487

[40] 宋艳霞，杨文钰，李卓玺，等. 不同大豆品种幼苗叶片光合及叶绿素荧光特性对套作遮荫的响应[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 474–479
Song Y X, Yang W Y, Li Z X, et al. The effects of shading on photosynthetic and fluorescent characteristics of soybean seedlings under maize-soybean relay cropping[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2009, 31(4): 474–479

[41] 韦金河，闻婧，张俊，等. 夏季遮光对 3 种槭树 PS II 叶绿素荧光参数的影响[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(1): 172–179
Wei J H, Weng J, Zhang J, et al. Effects of summer shading on PS II chlorophyll fluorescence parameters in three maple trees[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2015, 31(1): 172–179